Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Der Spaltöffnungsapparat der Palmenblätter

von

Dr. **Karl Rudolph** (Prag).

(Mit 2 Tafeln und 10 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 19. Oktober 1911.)

Gelegentlich der fortgesetzten physiologisch-anatomischen Untersuchung des von Herrn Prof. Czapek auf Java gesammelten Palmenmaterials[1] beobachtete ich bei den Gattungen *Martinezia* und *Acrocomia* eine interessante Variante der xerophytischen Anpassung im Spaltöffnungsapparat, wie sie mir in gleich ausgeprägter Weise aus der Literatur noch nicht bekannt geworden ist. Die diesbezüglichen Studien führten mich dann auf die sorgfältige Arbeit Bobisut's[2] »Zur Anatomie einiger Palmenblätter«, die mir im Verein mit den eigenen Untersuchungen die große Mannigfaltigkeit in den Anpassungen des Spaltöffnungsapparates bei dieser Familie vor die Augen treten ließ. Dies veranlaßte mich, meine Untersuchungen auf einen größeren Kreis von Formen auszudehnen, wozu mir das reiche lebende Palmenmaterial des Prager deutschen botanischen Gartens zur Verfügung stand, für dessen gütige Überlassung ich der Direktion desselben hiermit meinen Dank abstatte.

Ich ging bei dieser Arbeit auch von der Hoffnung aus, daß die eingehende vergleichende Untersuchung eines Komplexes von Anpassungsmerkmalen innerhalb eines geschlossenen Formenkreises auch einige deduktive Schlüsse von der Phylogenie der Familie auf die Entstehungsgeschichte dieser

---

[1] Vergl. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. in Wien, 1911, XXIX, 39.

[2] Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Klasse, 113. Bd., 345, 1904.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Anpassungen gestatten und damit einen Beitrag zu der von O. Porsch in seiner Arbeit »Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie« propagierten »Phylogenetischen Histologie« und zwar zu demselben Kapitel derselben liefern könnte. Den Anstoß dazu gab mir die Konstatierung verschiedenartiger Ausbildungsstufen der Merkmale, die sich zu Stufenleitern eines möglichen Entwicklungsganges zusammenstellen ließen.

Außer der oben zitierten Arbeit von Bobisut, in welcher er die Blattanatomie, in Sonderheit den Spaltöffnungsapparat von sechs Gattungen und Arten eingehend beschreibt und der Untersuchung des Blattes von *Borassus flabelliformis* durch R. Eberwein[1] sind nur noch in den Arbeiten von Pfister[2] und Koop[3] einige Spaltöffnungen von Palmenblättern, meist aber wenig eingehend beschrieben worden. Die Ergebnisse dieser Arbeiten sind in der unten folgenden Übersicht mit aufgenommen. Ich selbst untersuchte 38 Arten von 29 Gattungen. Die Bezeichnung derselben erfolgt mit dem Namen, unter dem sie im hiesigen botanischen Garten kultiviert werden. In diesem untersuchten Material sind die meisten der von Drude[4] unterschiedenen Unterfamilien und Triben der Palmen repräsentiert, so daß damit wohl eine annähernde Übersicht über die Variationsweite des Spaltöffnungsapparates innerhalb dieser Familie gewonnen ist.

Auf Grund dieser Untersuchung kann ohne Zweifel konstatiert werden, daß sich aus all den verschiedenen Ausbildungsformen des Spaltöffnungsapparates der Palmen auch hier ein gemeinsamer Grundtypus in Gestalt und Anordnung von Schließ- und Nebenzellen abstrahieren läßt, daß also auch hier diesem Anpassungsmerkmal »ein phylogenetisches Moment«,

---

[1] R. Eberwein, Zur Anatomie des Blattes von *Borassus flabelliformis*. Sitzber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, mathem.-naturw. Klasse, 1903, Bd. 112, p. 67.

[2] R. Pfister, Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Sabaleenblätter. Diss. Zürich, 1892.

[3] A. Koop, Anatomie des Palmenblattes mit besonderer Berücksichtigung ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort. Beih. z. bot. Centralbl., XXII, 1907, p. 85.

[4] Engl. Prantl, Nat. Pflanzenfam., II, 3.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wie sich Kjelmann[1] ausdrückt, innewohnt. Dieser Grundplan, der »Palmentypus«, ist das gemeinsame Erbstück aller Gattungen, in die sich die Familie ausgegliedert hat. Er wird am besten wohl durch mesophytische Palmen, welche keine extremen sekundären Anpassungen erfahren haben, repräsentiert. Ein Beispiel geben etwa die Fig. 1 bis 3, Taf. I.

Die Schließzellen entsprechen dem gewöhnlichen *Amaryllis*-Typus. Um jede Schließzelle (*s*, Fig. 2) schmiegt sich dann seitlich eine schmale Nebenzelle (*n*), deren Rückwand mit der Schließzellenrückwand parallel bogenförmig verläuft. Alle vier Zellen stützen sich dann gemeinsam an je eine Polzelle (*p*), die in ihren Umrissen meist auch deutlich von den übrigen Epidermiszellen differenziert ist.

Ebenso charakteristisch ist das Querschnittsbild (Fig. 1). Die Schließzellen sind in der Regel etwas größer als die Epidermiszellen. Die Nebenzellen umklammern sie auch in dieser Ansicht bogenförmig mit meist rechtwinklig geknickter Rückenwand. Ihre untere Hälfte ragt tief in das Hypoderm hinunter und die freie Innenwand wölbt sich noch mehr weniger weit unter die Schließzellen vor. Auch die Polzellen tauchen bisweilen noch in das Hypoderm hinunter. Im Längsschnitt zeigt das Lumen der Schließzellen immer hantelförmige Gestalt (Fig. 6, 28). Die Verdickungsleisten verjüngen sich also gegen die Pole hin.

Die Untersuchung ergab dann weiter, daß auch die Hypodermzellen, welche den Eingang in die Atemhöhle umkränzen, wesentlich an der Konstruktion des ganzen Spaltenapparates und deren Abänderungen beteiligt sind. Diese Eingangszellen (Fig. 3, *e*), wie ich sie in der Folge kurz bezeichnen will, treten meist in Vierzahl auf und zeigen gegen die Atemhöhle hin eine winklige Einstülpung, die sich mit denen der Nachbarzellen zur Bildung einer viereckigen Eingangsöffnung zusammensetzt (Fig. 3).

Die Zahl der durch ihre Gestalt von den übrigen Epidermiszellen abweichenden Neben- und Polzellen kann in einigen

[1] Über die Veränderlichkeit anatomischer Charaktere. Bot. Centralbl., 30. Bd., 1887.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fällen auch noch erhöht werden, doch hat diese Differenzierung an dem Funktionieren des Apparates kaum mehr einen Anteil.

Der damit geschilderte Palmentypus ist gewiß kein einzig dastehendes Merkmal. Ganz ähnliche Zellgruppierungen und Gestaltungen finden sich auch bei ganz entfernten Familien wieder. Ich verweise z. B. auf die Abbildungen von *Opuntia lasiacantha* bei Porsch, l. c., T. IV, 3, 4. Aber die Konstanz, mit der dieser Grundplan bei der ganzen Familie festgehalten wird und bei allen Variationen immer verwandte Flächen- und Querschnittsbilder gibt, verleiht ihm ohne Zweifel den Wert eines altvererbten Organisationsmerkmales.

Dieser Grundplan wird nun in jedem seiner Bestandteile einzeln variiert und die Variationen bilden in den meisten Fällen unverkennbare Anpassungen.

Ich beginne mit der Darstellung der an den Schließzellen zu beobachtenden Konstruktionsvarianten.

Wenn ich im vorstehenden den *Amaryllis*-Typus als Grundtypus für die Schließzellen der Palmen hingestellt habe, so muß ich jetzt noch hinzufügen, daß daneben noch eine scheinbar ganz abweichende Ausgestaltung derselben vorkommt, welche im hohen Grade dem bekannten Typus der Gramineen und Cyperaceen entspricht. Dieser Gramineentypus wurde zuerst von Bobisut bei *Chamaerops humilis* beobachtet. Ich fand ihn dann noch bei einer größeren Zahl von Gattungen wieder, die sich auf die meisten Unterfamilien der Palmen verteilen, derart, daß oft von zwei nächst verwandten Gattungen, z. B. *Chamaerops* und *Trachycarpus*, die eine *Amaryllis*-, die andere Gramineentypus zeigt.

Während beim Normaltypus die Verdickungsmasse im Innern der Schließzellen sich auf die obere und untere Ecke der Bauchwand beschränkt, die Rückwand aber gänzlich dünnwandig bleibt, sehen wir z. B. am medianen Querschnitt von *Archontophoenix Alexandrae*, Fig. 4, oder von *Ptychosperma elegans*, Fig. 8, daß hier die Verdickung über die Außen- auf die Rückenwand übergreift und bis über die Hälfte derselben hinunterreicht. Die Innenwand ist in gewöhnlicher Weise verdickt, so daß nur ein schmaler Streifen am Grunde der Rücken- und in der Mitte der Bauchwand unverdickt bleibt. Diese

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zwei Streifen sind auch die einzigen nicht kutinisierten Stellen der Wandung. Das bedeutend verengte Lumen hat dabei eine schief keilförmige Gestalt angenommen. Verfolgen wir dann die Querschnittsbilder gegen die Pole zu, so sehen wir, daß die Verdickung zuerst von der Bauch- und Innenwand verschwindet, während die Rückwand noch weiter hinaus verdickt bleibt (vergl. Fig. 9, 10 von *Howea Forsteriana*). Erst nächst dem Pole ist auch hier die Auflagerung verschwunden und die Zelle ringsum dünnwandig (vergl. Fig. 12, *Calamus cinnamomeus*). Dieses Verhalten ergibt dann in der Flächenansicht (Fig. 7, 13) das bekannte Bild der Gramineenschließzellen, wo infolge der starken Verdickung in der Mitte das Lumen nur an den Polen durchscheint, in Form der bekannten Polkugeln, die dort durch ihre Erweiterung oder Verengerung allein das Öffnen und Schließen des Spaltes bewirken. Daß auch hier die Bewegung der Schließzellen in gleicher Weise erfolgt, zeigt das Bild der geöffneten Spalte, Fig. 13, aus dem klar zu entnehmen ist, daß sich die Spaltenwände parallel zu sich selber ohne Krümmung verschieben. Bei *Chamaerops* ist auch in gleicher Weise wie bei den Gramineen eine Einschnürung der Schließzellen in der Mitte am Längsschnitt zu beobachten (Fig. 28).

Bei *Calamus* und *Daemonerops* sind die Schließzellen im Querschnitt gesehen, in der unteren Hälfte senkrecht zur Blattfläche in die Länge gezogen, etwas nach unten verjüngt und stark verdickt, so daß die Zentralspalte und das schiefe, elliptische Lumen etwas über die Mitte zu liegen kommen (Fig. 11, 12). Die Pole sind wieder ringsum dünnwandig. Es resultieren Querschnitts- und Flächenbilder, welche stark an die von Porsch, l. c., T. IV, Fig. 10 bis 13 gegebenen Abbildungen von *Juncus glaucus* erinnern.

Den Gramineentypus fand ich schließlich auch noch bei *Sabal mexicanum* wieder (Fig. 14). Von Pfister und Koop gegebene Querschnittsbilder anderer Arten der Gattung entsprechen den eigenen Befunden. Bei dieser Palme ist, offenbar durch den Zwang einer eigentümlich festen Verbindung mit den Nebenzellen, der ganze Umriß der Schließzellen im Querschnitt stark verändert.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Nebenzellen sind dort, wo sie an die Schließzellen ansetzen, außerordentlich stark verdickt und die Verdickung greift noch auf die letzteren über. Die Schließzellen sind dadurch in ihrem oberen Teile eingezwängt und an der normalen Auswölbung der Rückenwand verhindert, welche sich dafür in der unteren Hälfte um so stärker in die Nebenzellen hinein ausbaucht, so daß das Lumen und die Rückwand eine Knickung in der Mitte erfahren. Die Vorhofleisten berühren sich, dann aber erweitert sich die Spalte mit nur schwacher Andeutung der Zentralspalte allmählich nach innen und die Hinterhofleisten sind zurückgezogen und umrahmen eine weite Opisthialöffnung, die in eine enge Atemhöhle führt. Der Gramineentypus tritt nur in der Flächenansicht hervor. Der Öffnungsmodus der Spalte muß hier ein ganz anderer sein, wenn überhaupt eine Beweglichkeit vorhanden ist. Der obere Teil der Schließzellen ist jedenfalls unbeweglich fest fixiert, nur der unteren Hälfte ist Spielraum gegeben, z. B. zu einer Drehung um die Gelenkstellen *a* und *b*, Fig. 14. Durch das schief gestellte Lumen und die starke Zurückziehung der Hinterhofleisten klingen diese Spaltöffnungen entfernt an den Gymnospermentypus an.

In allen untersuchten Fällen, wo die Schließzellen innen nach dem Gramineentypus ausgestaltet sind, sehen wir im übrigen den Grundplan des Palmentypus in Anordnung und Gestalt der Neben- und Polzellen und meist auch im äußeren Umriß der Schließzellen treu gewahrt und wir finden, wie erwähnt, bei nächstverwandten Gattungen nebeneinander Liliaceen- und Gramineentypus. Das spricht wohl dafür, daß einer aus dem anderen durch metaplastische Umprägung hervorgegangen ist. In den meisten Fällen zeigen die Blätter dieser Arten gleichzeitig deutlich xerophilen Bau, so daß wir wohl auch die Ausbildung des Gramineentypus für eine xerophile Anpassung halten dürfen, deren Vorteil in der verringerten, möglichen Öffnungsweite der Spalte und im Verdunstungsschutz, der den Schließzellen selbst durch die mächtige, kutinisierte Verdickung gewährt wird, liegen dürfte. Der Schutz der Schließzellen wird dann noch durch die Polzellen unterstützt, welche oft die unverdickten Polkugeln überwölben (Fig. 7),

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wie noch weiter unten ausgeführt werden wird. Der Gramineentypus würde demnach hier ein Anpassungsmerkmal bilden. Ein ganz ähnliches Verhalten schildert Porsch von den Juncaceen, wo je nach den Standortsverhältnissen bei Arten derselben Gattung Gramineen- oder Liliaceentypus auftritt.

Dieses übereinstimmende Verhalten in den Bauverhältnissen des Spaltöffnungsapparates bei Palmen, Lilifloren und Glumifloren könnte wohl Hand in Hand mit mancherlei anderen Parallelerscheinungen in den Anpassungsmerkmalen, auf die ich schon in meiner letzten Arbeit hingewiesen habe, auf gemeinsame Wurzeln hindeuten.

Zur Ausbildung des Gramineentypus ist es aber auch noch an anderen entfernten Stellen des Systems, so bei verschiedenen Dikotylen, Gymnospermen z. B. *Bowenia* (siehe Porsch, l. c., Taf. I, Fig. 1) gekommen.

Die nach dem *Amaryllis*-Typus gebauten Spaltöffnungen zeigen nur quantitative Schwankungen der inneren Verdickungsmassen. So sind z. B. bei *Martinezia* (Fig. 19) die inneren Verdickungsleisten der Bauchwand stark konvex in das Lumen der Schließzellen vorgewölbt, während sie bei der hygrophytischen Gattung *Pinanga* (Fig. 18) soweit reduziert sind, daß das Lumen fast kreisförmig wird.

Zu diesen verschiedenen Typen in der inneren Ausgestaltung der Schließzellen treten nun weiter interessante Varianten der äußeren Membranskulpturen, die für die Transpirationsgröße und damit für die Ökonomie der Pflanze durchaus nicht gleichgültig sein können. Für die physiologische Beurteilung derselben können uns die Untersuchungen Renner's »Zur Physik der Transpiration«[1] die sichersten Grundlagen abgeben.

Nach den theoretischen und experimentellen Feststellungen Renner's, die auf die Arbeiten von Brown und Escombe[2] aufbauen, ist »die Menge des durch einen Spaltöffnungsapparat hinausdiffundierenden Wasserdampfes hauptsächlich abhängig von den Dimensionen des Spaltöffnungsporus — und zwar

[1] Flora 1910, 100. Bd., p. 451.

[2] Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. XCIII. 1900.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

direkt proportional der Querschnittsfläche, umgekehrt proportional der Länge — und von der Differenz zwischen der Spannung des Wasserdampfes in den Interzellularen und der Spannung in der umgebenden Atmosphäre« (Renner, l. c., p. 462). Die »wirksame Länge« des Porus ist bestimmt durch den Abstand des Maximums der Dampfspannung von dem durch die Außenluft gegebenen Minimum (p. 453). Das Maximum der Dampfspannung wird aber nach Renner bereits in der inneren Atemhöhle erreicht, soweit dieselbe nicht kutinisiert ist, so daß sich diese Länge mit dem Ausmaß der inneren Kutinisierung bemißt.

Aus der Abhängigkeit von der Querschnittsgröße der Spalte folgt weiter, »daß jede auch nur stellenweise Erweiterung der Spalte den Widerstand gegen die Diffusion verringert« und umgekehrt jede Verengerung erhöht und somit die Transpiration verlangsamt.

Die Mehrzahl der untersuchten Palmen zeigt die gewöhnliche Gliederung des Kanals in Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof. Die Cuticula kleidet in der Regel die ganze Schließzellenspalte aus und setzt sich gewöhnlich auch noch auf die Innenwände der Nebenzellen fort (vgl. Fig. 19, Taf. II). Daß die Mächtigkeit der Cuticularleisten sehr variabel ist, wird uns nicht wundern, da wir ja genug Belege haben, daß auch bei derselben Art die Entwicklung derselben nach den Standortsverhältnissen bedeutend schwankt. Eine auffallend starke Förderung der Vorhofleisten fand ich bei *Pinanga lepida* (Fig. 18). Die Erscheinung bildet hier das einzige xerophytische Merkmal dieser sonst ihrem Standort entsprechend mehr weniger hygrophytisch gebauten Palme. Durch diese großen steil schräg aufwärts gerichteten Leisten wird der Vorhof bedeutend überhöht und damit ein Äquivalent für eine äußere Atemhöhle, eine Verlängerung des Porus geschaffen. Bei *Phoenix Roebelinii* (Fig. 15) sind die Cuticularleisten ebenfalls hypertrophiert, dabei aber derartig gebogen und gestellt, daß ein voller Verschluß der Zentralspalte unmöglich gemacht wird, worin wohl eher eine unter Umständen schädliche Aberration erblickt werden könnte.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bei den untereinander nahe verwandten Gattungen *Caryota, Arenga* und *Wallichia* erscheint eine feine Querrippung auf der Außen- und Innenfläche der Leisten, für die ich keine ökologische Deutung zu geben wüßte, die vielleicht ein systematisch verwendbares Gruppenmerkmal darstellt.

Mit der Größe und Stellung der Cuticularleisten schwankt auch die Weite der Eisodial- und Opisthialöffnung. So fand ich bei *Chamaerops humilis* durch starke Zurückziehung der Leisten den Durchmesser derselben besonders groß. Renner sagt gelegentlich: »Wenn Eisodial- und Opisthialöffnung bleibend geöffnet sind, so genügt eine unbedeutende Öffnungsweite der Zentralspalte, um eine beträchtliche Transpiration zu erlauben« (p. 456). Bei derselben Palme ist durch die Umprägung der Schließzellen zum Gramineentypus die Öffnungsmöglichkeit derselben bedeutend eingeschränkt. Diese xerophile Anpassung sehen wir nun durch das bleibende Offenstehen von Vor- und Hinterhof teilweise wieder aufgehoben. Ich erwähne dieses Beispiel nur, um zu zeigen, wie kompliziert das Zusammenwirken der adaptiven Varianten in der Spaltöffnungskonstruktion zu deuten ist.

Bei anderen Gattungen, z. B. bei *Calamus*, ist die Vor- und Hinterhofbildung fast ganz unterdrückt, so daß der Porus eine durchgehends enge Spalte bildet, welche einen erhöhten Diffusionswiderstand hervorrufen muß.

Eine besondere Eigentümlichkeit der Palmenspaltöffnungen, die wieder ganz regellos an verschiedenen Stellen des Systems in Erscheinung tritt, ist die Neigung zur Bildung sekundärer Vorsprungsleisten an den Spaltenwänden.

Einen verhältnismäßig einfachen Fall veranschaulichen einige *Phoenix*-Arten (Fig. 16). Die Schließzellen besitzen hier an ihrer Außenseite eine kräftige Kutinauflagerung. Auch der Vorhof erscheint fast ganz davon ausgefüllt und in der Mitte desselben springt noch eine dünne Leiste vor, welche ihn in einen engen äußeren und inneren Kanal teilt. Diese Vorsprünge müssen, auch wenn sie nicht zusammenstoßen, nach obigen den Diffusionswiderstand des Porus steigern. So hat z. B. Renner durch Anbringung eines Diaphragmas mit enger Öffnung auf einen die äußere Atemhöhle nachahmenden Auf-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

satzzylinder seines künstlichen Spaltöffnungsapparates die Depression der Transpiration von 7·6% auf 18% gesteigert. Die Wirkung derartiger Abänderungen ist also nicht unbeträchtlich.

Einige Arecineen mit »Gramineen«-Schließzellen besitzen auch, wie *Chamaerops*, eine sehr weite Eisodialöffnung, die durch steile Aufrichtung der Vorhofleisten zustande kommt (vgl. Fig. 8). Hier wird aber wieder durch sekundäre Vorsprungsleisten eine Kompensation geschaffen (Fig. 8, 9). Diese sind zwar auch senkrecht nach außen gerichtet, stehen aber unmittelbar über dem Ausgang der Zentralspalte, so daß dadurch der enge Teil des Porus verlängert wird.

Der extremste Fall der Gliederung der Spalte tritt uns bei der Mangrovepalme *Nipa fruticans* entgegen, deren Spaltöffnungen schon mehrfach beschrieben und abgebildet wurden, so von Bobisut, l. c., Koop, l. c. und Holtermann.[1] Es treten hier an der Spaltenwand sowohl im Vorhof wie im Hinterhof mehrere Vorsprünge auf, denen Ausnehmungen auf der Gegenseite entsprechen, so daß eine mehr weniger regelrechte Verzahnung der Schließzellen zustande kommt. Ganz gleiche Verhältnisse fand ich bei *Hyophorbe indica* (Fig. 17) und *Hydriastyle Wendlandiana* wieder. Durch diese Verzahnung wird eine gegenseitige Verschiebung der Schließzellen senkrecht zur Blattfläche erschwert. Doch dürfte wohl kaum darin der Vorteil der Einrichtung, wenn wir nach einem solchen suchen wollen, zu erblicken sein, da eine entsprechende Gefahr kaum in Frage kommt. Dagegen wird, wie es Bobisut schon deutet, durch diese Bildung der Wasserdampf gezwungen, einen geschlängelten und dadurch viel längeren Weg zu passieren, was wieder verzögernd auf die Transpiration wirken muß.

Daß die Neigung zur Bildung dieser inneren Vorsprünge der Spalte bei den Palmen allgemeiner verbreitet ist, zeigt sich darin, daß auch bei Gattungen noch anderer Triben und Unterfamilien ähnliche Skulpturen gelegentlich auftreten können, so beobachtete ich sie vereinzelt z. B. bei *Martinezia*.

---

[1] C. Holtermann, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Form und Mächtigkeit dieser Spaltenskulpturen ist übrigens bei derselben Art nach den Standortsverhältnissen sehr variabel. Das zeigen uns aufs schönste die Abbildungen der Spaltöffnungen, die uns Holtermann einmal von Blättern einer *Nipa*, die in der Mangrove gewachsen war (l. c., Fig. 99), das andremal von einem Exemplar, das im Garten von Peradeniya gezogen worden war (Fig. 100), gibt. Bei der Mangrovepflanze sind die Spaltöffnungen eingesenkt und die Vorsprungsleisten sind viel mächtiger als bei den oberflächlich liegenden Spaltöffnungen des Gartenexemplars. Zum Vergleich können in demselben Sinne auch die dort abgebildeten Stomata von *Rhizophora mucronata* verschiedener Standorte herangezogen werden. Holtermann erblickt darin beweisende Beispiele für eine »zweckmäßige« direkte Anpassung. Wir können uns aber, wie schon Detto darlegt, vielleicht damit begnügen, die geringere Ausbildung xerophiler Charaktere an feuchteren Standorten als Hemmungsbildungen aufzufassen. Holtermann zeichnet übrigens die Spaltenvorsprünge nicht verzahnt, sondern gegenüberstehend. Dieses Verhältnis scheint demnach bei derselben Pflanze zu wechseln.

Daß alle die geschilderten, verschiedenen Ausbildungsformen der Spalte nicht ohne Einfluß auf die Wirkung des Apparates sein können, dürfte aus dem Gesagten hervorgehen. Ob sie auch immer für die betreffenden Arten »zweckmäßige Anpassungen« darstellen, läßt sich bei dem komplizierten Zusammenwirken aller Umstände wohl nicht immer sagen, doch wird hierüber schon der Kampf ums Dasein entschieden haben, welcher nur Indifferentes (das trifft hier nicht zu) und Zweckmäßiges bestehen läßt. Mehrfach hat es den Anschein, als ob einmal erworbene Anpassungen durch andere, mehr weniger entgegengesetzt wirkende korrigiert worden wären.

Von besonderem Interesse ist dann weiters die Beteiligung der Nebenzellen an der Ausgestaltung der Spalte. Die charakteristische, typische Gestalt derselben wurde bereits eingangs geschildert. Sie sind meist doppelt so hoch als die Epidermiszellen und ragen mit ihrem unteren Teil in das Niveau des meist als Wassergewebe ausgebildeten Hypoderms. Das eigentümliche geknickte Querschnittsbild könnte wohl leicht

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

durch den tangentialen Druck der Epidermis und des Wassergewebes zustande gekommen sein, denn immer legen sich die seitlich nächst angrenzenden Epidermiszellen schräg auf die großen Nebenzellen, als wären sie darauf geschoben, so daß von den Nedenzellen nur mehr ein schmales Wandstück direkt an die Außenluft angrenzt. Den gleichen Transpirationsschutz, den die Nebenzellen damit erfahren, gewähren sie den Schließzellen, indem sie deren dünne Rückwand ganz umklammern, so daß die Schließzellen wie in weiche Wasserkissen eingebettet liegen. Gleichzeitig haben diese damit ein ausgiebiges Wasserreservoir zur Verfügung gestellt, das selbst wieder mit dem Wassergewebe in direkter Verbindung steht.

Der Anschluß der Schließzellen an die Nebenzellen erfolgt, soweit es die Dickwandigkeit der Außenwand erfordert, meist durch ein wohlausgebildetes äußeres Hautgelenk. Nur selten fehlt es gänzlich, wie bei Sabal (Fig. 14), oder es ist weiter zurückgerückt wie bei *Ceroxylon andicola* (Bobisut, l. c., Taf. III, Fig. 1). Die freie Innenwand der Nebenzellen ist meist so dünn, daß es hier nicht zur Differenzierung einer besonderen Gelenkstelle kommt. In einigen Fällen, z. B. bei *Arenga* (Bobisut, l. c., Taf. II, Fig. 5), ist allerdings die Wand gerade an der Ansatzstelle stärker verdickt, dann aber bleibt noch immer der rückwärtige Teil der Innenwand frei beweglich.

Die Schließzellen sind in der Regel etwas niedriger als die Nebenzellen und diese wölben sich dann noch unter die Schließzellen in die Atemhöhle hinein vor. Auch eine Überwölbung an der Außenseite findet nicht selten statt und führt dann zur Bildung einer seichten äußeren Atemhöhle. Der innen vorgewölbte Bauch ist in der Regel noch von der Cuticula bis zum Ansatz an die Eingangszellen überzogen (vgl. Fig. 19). Dadurch erhalten nicht nur die Nebenzellen einen besonderen Verdunstungsschutz an ihrer ganzen freien Wand, sondern es wird auch gleichzeitig noch die wirksame Länge des Porus um den von diesen Vorwölbungen umgrenzten Raum verlängert und damit das Diffusionsgefälle verringert.

Diese Vorwölbung der Nebenzellen unter die Schließzellen erreicht nun bei einigen Gattungen einen so extremen Grad, daß sie unterhalb der Spalte zusammenstoßen. Wir haben dann

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

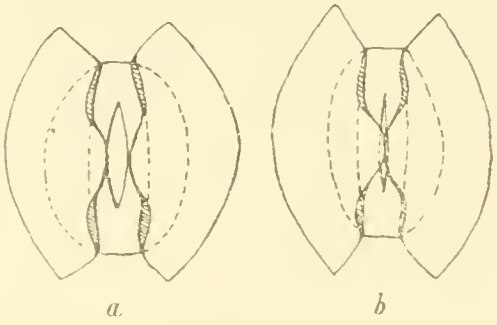
einen neuen Spaltöffnungsmodus mit doppeltem Spaltenverschluß, eine Art Doppeltür, vor uns. Am schönsten ist dieser Typus bei den nächst verwandten Gattungen *Martinezia* und *Acrocomia* (Fig. 19 bis 23) ausgeprägt. Es ergibt sich dabei ein eigentümliches Flächenbild des Spaltöffnungsapparates von innen gesehen, wie es die Fig. 21 darstellt.

Man sieht, daß sich die Vorwölbung auf den Mittelteil der Nebenzellenwand beschränkt, so daß dieser zweite Spaltenverschluß nur die breite Mitte der Opisthialöffnung und Zentralspalte verdeckt. Gegen die Pole zu treten die Wände dann wieder zurück und erfahren hier durch Verdickung eine ansehnliche Versteifung, so daß sich zwei feste, gegen die Pole konvergierende Schienenpaare bilden, die, wie die Polquerschnitte (Fig. 20 *b*) zeigen, unbeweglich fest mit der Innenwand der Schließzellen verwachsen sind. Beim Ansatz an die Polzellen tritt dann wieder eine gelenkartige Verdünnung auf. Die Wandung der »Innenspalte« ist somit differenziert in den zartwandigen, ausgebauchten Mittelteil, dem Nebenzellenbauch *a* und in die derbwandigen Polschienen *b* (Fig. 21). Beide Teile sind kutinisiert und treten daher besonders an Chlorzinkjodpräparaten scharf hervor.

Nach Untersuchung des Alkoholmateriales schien mir ursprünglich aus der Konstruktion zu folgen, daß beim Öffnen der Hauptspalte durch den hydrostatischen Druck der sich vergrößernden Schließzellen auf die Nebenzellen ein stärkeres Vorwölben des zartwandigen Nebenzellenbauches, beim Schließen ein Zurückziehen desselben eintreten müßte, daß also Hauptspalte und Innenspalte sich entgegengesetzt öffnen und schließen, sich demnach wie Haupttür und Windfangtür verhalten. Es schien gerade das der Sinn der Differenzierung zu sein, die Vorwölbung auf einen möglichst kleinen Membranteil zu beschränken und dadurch um so intensiver zu gestalten. Es bestätigten jedoch die Beobachtungen an den Blättern einer lebenden *Martinezia* im botanischen Garten diese Deutung nicht. Textfigur I *a* zeigt die Schließzellen im natürlich geöffneten, Fig. I *b* im natürlich geschlossenen Zustande. Man sieht, daß die Innenspalte gleichzeitig mit der Hauptspalte geöffnet und geschlossen ist. Dieses gleichsinnige Zusammen-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

spielen von Schließ- und Nebenzellen muß ja schließlich auch erfolgen, da die Polschienen ja unbeweglich fest mit den Schließzellen, dagegen gelenkig mit den Polzellen verbunden sind. Sie müssen daher den auseinander weichenden Hinterhofleisten folgen und dabei natürlich auch den ausgebrauchten Mittelteil mitnehmen, so daß also die Innenspalte passiv durch die Schließzellen erweitert und verengt wird. Die steifen, fest angewachsenen Polschienen erscheinen besonders dazu geeignet, diese gleichsinnige Bewegung zu sichern. Die Erweiterung der Innenspalte aber an den Polen dürfte den gleichen Sinn haben wie die Gliederung des Schließzellenporus



Textfig. 1.

Innenansicht der Neben- und Schließzellen von *Martinezia* sp. *a* Schließ- und Nebenzellenspalte (-Innenspalte) geöffnet; *b* geschlossen. Zeiß Obj. *E*, Ok. 4, Zeichenapparat.

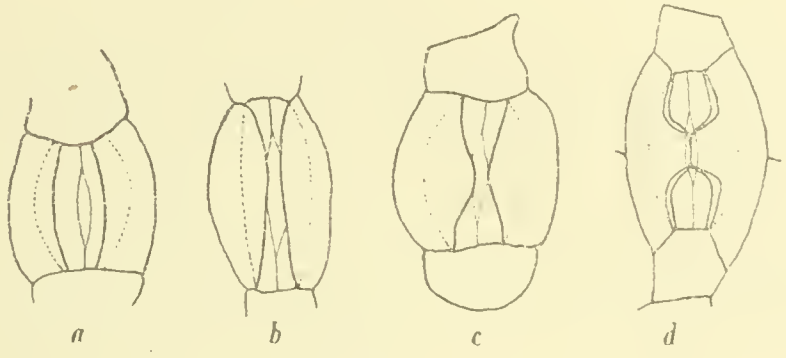
in Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof, welche nach Renner, (l. c., p. 457) gestattet, die Transpiration über ein Mindestmaß zu steigern, das bei völlig gleicher Enge des Porus gegeben wäre. Die Innenspalte wiederholt also die Verhältnisse der vertikalen Schließzellenspalte in der Horizontalen. Der hydrostatische Druck in den Nebenzellen verteilt sich auf die ganze freie Innenwand und dürfte daher nirgends zu einer auffälligen Vorwölbung einer einzelnen Stelle führen, eher dürfte sogar ein Auseinanderweichen der Nebenzellenbäuche eintreten, dadurch, daß die Nebenzellen senkrecht zur Blattfläche ausgedehnt werden, analog dem Verhalten vieler Schließzellen und ihres zartwandigen Bauchteiles.

Das Turgorverhältnis zwischen Schließ- und Nebenzellen dürfte ein wechselndes sein. Bei völliger Plasmolyse mit normaler KNO_3 oder beim Anschneiden der Nebenzellen (daher

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

auch stets im Querschnitt) öffnete sich stets der Innenspalt, wenn auch nicht soweit wie bei normal geöffneten Spalten, offenbar infolge starker Verkürzung der Nebenzellen. Es muß also ein Minimum von Turgor notwendig sein, um völligen Verschluß der Innenspalte zu erreichen, das auch bei geschlossener Hauptspalte noch vorhanden sein muß. Auch das Schließen der Schließzellen selbst erfolgt unter Mitwirkung des Turgors der Nebenzellen, da beim Anschneiden derselben die Schließzellenspalte in der Regel geöffnet war.

Zu der vollendeten Ausgestaltung der Innenspalte bei den besprochenen Gattungen führen alle möglichen Zwischenstufen bei Gattungen verschiedenster systematischer Stellung. Einige



Textfig. II.

Entwicklungsstufen der Innenspalte. Erklärung im Text.

derselben sind in den Textfig. II *a* bis *d* dargestellt. Bei *Chamaedorea corallina (a)* sind die Innenwände der Nebenzellen in der Flächenansicht noch konkav gegen die Spalte gekrümmt, bei *Calamus cinnamomeus (b)* sind sie schon konvex nach innen gewölbt und bei *Cocos Weddeliana (c)* wie bei vielen anderen sehen wir dann schon die Ausbauchung auf die Mitte lokalisiert und die Erweiterung an den Polen angedeutet. Diese Merkmale sind dann bei *Acrocomia (d)* noch viel auffälliger entwickelt und als letzter Schritt tritt hier noch die Verstärkung der Polschienen hinzu.

Es ist wohl sehr wahrscheinlich, daß das neue Merkmal diese Stufenleiter bei seiner Entstehung durchlaufen hat. Da sich aber diese verschiedenen Stufen regellos auf das System der Palmen verteilen und keiner natürlichen Entwicklungsreihe

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

folgen, so müssen wir wohl annehmen, daß diese Entwicklung an verschiedenen oder allen Stellen des Systems eingesetzt hat, aber noch nicht überall zum Endziel geführt oder vielleicht hier oder dort schon wieder rückläufig geworden ist.

Eine bemerkenswerte Erscheinung ist das Auftreten von Chlorophyll in den Nebenzellen bei einigen Gattungen, ein Verhalten, das die Turgorverteilung zwischen Schließ- und Nebenzellen und das Zusammenspiel dieser beiden abweichend von den übrigen Palmen beeinflussen dürfte. Bobisut erwähnt schon die Erscheinung bei *Arenga*, ich fand sie außerdem bei allen untersuchten Arten von *Chamaedorea*.

Die Nebenzellen erhalten in ihrer Funktion als schützender Mantel der Schließzellen, wie schon erwähnt, vielfach eine Unterstützung durch die Polzellen. Diese sind aber im allgemeinen viel weniger von den übrigen Epidermiszellen differenziert, nur gewöhnlich kleiner und bisweilen auch höher und dickwandiger. Durch stärkere Emporwölbung können sie an der Bildung einer äußeren Atemhöhle teilnehmen (Fig. 6). Außerdem aber schieben sie sich öfter, wie schon oben erwähnt, etwas über die Polenden der Schließzellen vor, welche dadurch teilweise verdeckt und der Außenluft entrückt werden (vgl. *Archontophoenix*, Fig. 5, 6, 7). Die Wirkung kann noch dadurch verstärkt werden, daß rechts und links kleine Hörnchen vorgestoßen werden, welche einen Teil der Nebenzellen überdecken (Fig. 22). Bobisut hat ähnliche Gebilde bei *Arenga* beschrieben und als Verankerungsstellen für den Haarfilz gedeutet. Sie treten aber auch mehrfach bei Palmen ohne Haarkleid auf.

Schließlich erübrigt noch die Varianten in der Ausgestaltung der inneren Atemhöhle zu erörtern. Daß die Größe derselben wechselt, ist selbstverständlich. Besonders bemerkenswert sind aber einige Abänderungen am Eingang in die Atemhöhle, die, wie eingangs beschrieben, typischerweise von 3 bis 4 Eingangszellen umrahmt wird (Fig. 3). Diese Eingangszellen können dem Wassergewebe angehören, es kann aber auch das Wassergewebe hier unterbrochen und durch chlorophyllführende Schwammparenchymzellen ersetzt sein, wie z. B. bei *Martinezia*. Die Eingangszellen bilden nun zuweilen Aus-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stülpungen in die Eingangsöffnung hinein, welche dann in der Mitte mit denen der Gegenseite zusammenstoßen und so einen quer über die Atemhöhle gespannten einfachen oder verzweigten Balken unterhalb der Spalte bilden. Solche Fälle hat schon Pfister bei *Trachycarpus* und Eberwein besonders eingehend bei *Borassus flabelliformis* beschrieben; ich selbst fand ihn bei allen untersuchten *Phoenix*-Arten (Fig. 16, 25, 26) und es lassen sich Ansätze zu dieser Bildung noch bei vielen anderen Gattungen nachweisen, so daß also die Neigung zu dieser Bildung auch allgemein der Familie eigen zu sein scheint. Die Wirkung dieser Bildung besteht wohl auch in einer Erhöhung des Widerstandes für die Gasdiffusion durch Verengerung der zu passierenden Wege. Wenn auch die überbrückenden Zellen selbst nicht cutinisiert sind und selbst Wasserdampf abgeben, so wird doch durch diese Verengerung der Nachschub aus den inneren Interzellularen verzögert. Dadurch, daß sich diese Balken dicht vor die Spalte legen, wird wohl auch die austrocknende Wirkung des Windes auf die Interzellularenluft verringert. Die Deutung Eberweins dieser Brücken als Ventil, das durch den entweichenden Dampf gegen die Schließzellen gepreßt wird, ist unhaltbar, da ja die Ventildecke durchbrochen ist und daher kein hinreichend starker, einseitiger Überdruck entstehen kann.

In gleichem Sinne wirken wohl auch die bei verschiedenen Gattungen beobachteten Thyllenbildungen der Atemhöle. Als solche bezeichnet Küster[1] in die Atemhöhle hineinragende Wucherungen von Nachbarzellen, wie sie z. B. schon von Schwendener bei *Prunus Laurocerasus*, von Haberlandt bei *Tradescantia viridis* und *Pilea elegans* beschrieben wurden. Ähnlich diesen Fällen fand ich bei *Caryota mitis* (Fig. 24) mächtige Hypertrophien der Eingangszellen, welche den Eingang ganz oder teilweise verlegen. Von 92 Spaltöffnungen einer etwa $^1/_2$ mm^2 großen Fläche waren 34, also über ein Drittel auf diese Weise mehr weniger verstopft und damit fast außer Dienst gestellt. Es scheint auch das ein Weg zur Verringerung der Transpiration zu sein.

[1] Path. Pflanzenanatomie, p. 106.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bei anderen untersuchten Arten, z. B. bei *Licuala* (Fig. 27) und *Livistona* wird der Eingang nur von zwei großen Zellen umgrenzt, welche in der Mitte etwas auseinanderklaffen und so einen Spalt frei lassen, der nicht viel größer ist als die Opisthialöffnung. Unterhalb dessen schließt dann sofort das Mesophyll ohne weitere Höhlenbildung an. Diese Fälle bilden den extremsten Grad der Verengung der Atemhöhle.

Bei den Restionaceen und einigen Cactaceen sind, wie bekannt, die Wände der Atemhöhle sehr stark verdickt und kutinisiert. Auch an dieses Verhalten konnte ich entfernte Anklänge bei *Trachycarpus excelsus* konstatieren. Es sind auch hier die der Atemhöhle zugekehrten Wände stärker verdickt, was besonders im Flächenbild deutlich hervortritt und die Kutinisierung greift noch auf die Eingangszellen über.

Damit ist einigermaßen die Übersicht über die Variationen im Bau der einzelnen Bestandteile des Spaltöffnungsapparates, die alle mehr weniger Herabsetzung oder Förderung der Transpiration nach sich ziehen, erschöpft. Zu dieser reichen Fülle gesellen sich aber dann noch verschiedene Transpirationsschutzmittel, welche durch anderweitige Epidermalbildungen gewährt werden. Der üblichen Einsenkung der Spaltöffnungen wurde bereits mehrfach gedacht. Beispiele zeigen die Fig. 4, 14 und 23. Aber auch der Fall, daß mehrere Spaltöffnungen in eine gemeinsame Rinne eingesenkt sind, findet sich verwirklicht und wurde von Bobisut bei *Ceroxybon Andicola* (l. c., Taf. III, Fig. 12) beschrieben. Die Spaltöffnungen liegen hier in je einer Reihe an den beiden Wänden einer Längsrinne. Vom Grunde derselben entspringen Schildhaare, deren Stiel die Rinne überragt und deren Schildfläche die freie Außenseite derselben überdeckt.

Ein geschlossenes, schilferiges Schuppenkleid als Transpirationsschutz der Blattunterseite ist ziemlich häufig. Ein extremes Beispiel hat uns Bobisut an *Arenga saccharifera* beschrieben. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigte mir die nahe verwandte *Wallichia*. Auch hier sind die dünnwandigen Fußzellen von starken, großen Sklereiden gestützt. Der Schild löst sich am Rande in zahlreiche Schläuche auf, die sich durch Ausstülpungen untereinander zu einer geschlossenen Decke

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

verzahnen und verfilzen und sich außerdem, plastisch wie Wurzelhaare, dicht der Oberfläche des Blattes anschmiegen und die Konturen derselben im Negativ nachahmen. Besondere Ausstülpungen werden dabei auch in die äußeren Atemhöhlen eingesenkt, deren Innenwände besonders verdickt werden und verholzen (Fig. 29). In anderen Fällen war umgekehrt wieder ein hohles Gewölbe darüber durch Emporwölbungen der Schlauchwände gebildet (Fig. 30). Wie hier durch Haare, sind bei anderen Palmen, z. B. bei *Sabal*, Fig. 14, die äußeren Atemhöhlen durch körniges Wachs verstopft. Bei *Chamaerops humilis*, deren Blätter im ganzen von einer körnigen Wachskruste überzogen sind, sind rings um die Spaltöffnungen hohe Wachsmauern aufgerichtet, wodurch die äußeren Atemhöhlen erhöht werden (Fig. 28). Einen prachtvollen stäbchenförmigen Wachsüberzug, von langen, kräftigen, gekrümmten Wachsstäbchen gebildet, besitzt *Acrocomia sclerocarpa* (Fig. 23). Er kleidet hier auch die äußere Atemhöhle aus, während bei *Trachycarpus excelsus* der gleich geformte Überzug die Stomata frei läßt, aber rings um dieselben einen Stäbchenwald bildet, der ähnlich wie die geschlossenen Mauern von *Chamaerops* wirken muß.

Erst damit hat nun die Mannigfaltigkeit der beobachteten Schutzvorkehrungen am Spaltöffnungsapparat ihre Grenze erreicht. Die Zahlen- und Größenverhältnisse der Stomata, die gewiß auch an der Regulierung der Transpirationsgröße Anteil nehmen, wurden nicht bestimmt.

Von Interesse war es nun noch, vergleichend auch die Stomata anderer Organe, die vielleicht weniger als die Laubblätter zu einseitigen Anpassungen gezwungen sind, zu untersuchen. Es stand mir aber hierzu nur Alkoholmaterial von *Martinezia caryotifolia* und die Spatha von *Chamaerops humilis* zur Verfügung.

Die Spaltöffnungen der Außen- und Innenseite der Spatha der letztgenannten Gattung stimmen völlig mit denen der Laubblätter überein. Ebenso wiederholen die Spaltöffnungen der Perianthblätter, der Infloreszenzachsen und der Spathaaußenseite von *Martinezia* mehr weniger getreu den Laubblatttypus. Von den Spathaspalten war aber ein Teil durch mannigfaltige

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Degenerationserscheinungen außer Dienst gestellt. So war öfter die Atemhöhle verstopft oder durch Verwachsung der Nebenzellenbäuche verlegt.

Auf der Innenseite der Spatha von *Martinezia* erscheinen Spalten von etwas abweichendem Bau (Fig. 31, 32). Im Flächenbild erinnern sie noch annähernd an den allgemeinen Palmentypus, doch sind die Nebenzellen viel weniger deutlich von den übrigen Epidermiszellen differenziert als beim Normaltypus, ähnlich wie es Porsch (l. c., p. 125) von den Spaltöffnungen der Keimblattscheide von *Zea Mays* beschreibt. So könnten sie auch hier das Bild einer phylogenetischen Vorstufe in der Ausdifferenzierung des Palmentypus vorstellen. Im Querschnitt sind die Nebenzellen breiter als hoch, zeigen also nicht die typische, schmalbogenförmige Gestalt mit Unterwölbung der Schließzellen. Die letzteren tragen gewöhnlichen *Amaryllis*-Typus, doch ist die Bauchwand gleichmäßig verdickt; es fehlt die gelenkartige Stelle in der Mitte, wie es Porsch auch von den rudimentären Spalten verschiedener Blütenblätter angibt. Die Spalte ist weit geöffnet. Es scheint wahrscheinlich, daß es sich hier um Wasserspalten handelt. Ähnliche Gebilde beschreibt Bobisut auch an Laub- und Hochblättern von *Nipa*.

Noch stärker als hier ist der Palmentypus bei den spärlichen, immer weitgeöffneten Spaltöffnungen der Fruchtschale von *Martinezia* verwischt.

Um die mannigfaltige Kombination der geschilderten konstanten und wechselnden Merkmale des Spaltöffnungsapparates und ihre systematische Verteilung zu zeigen, lasse ich noch eine möglichst gekürzte Übersicht über die bisher untersuchten Gattungen und Arten folgen. Bei dieser Gelegenheit will ich auch noch einige anderweitige Beobachtungen über die Laubblattanatomie der Palmen zur Mitteilung bringen und eine allgemeine Darstellung derselben voran schicken.

Die Epidermiszellen der Blätter sind immer in der Längsrichtung der Fiedern gestreckt und bei einigen Gattungen stark gewellt. Besonders hervorgehoben seien die ökologisch schwer verständlichen Fälle, wo die Außenwand derselben dünn, dagegen die Innenwand bei gleichzeitiger Kutinisierung außer-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ordentlich stark verdickt ist *(Licuala, Livistona)*. Das für das tropische Laubblatt so charakteristische Wassergewebe fehlt selten. Die meist großen Zellen desselben stehen mit ihrer Längsachse in der Flächenansicht rechtwinkelig gekreuzt mit den Epidermiszellen, wodurch die Zerreißungsfestigkeit des Hautgewebes erhöht wird. Sie funktionieren nicht nach dem Harmonikasystem, sondern es sind in der Regel Versteifungen angebracht, welche ein Kollabieren dieser Zellschichte verhindern. So sind z. B. bei *Martinezia* die quer zur Längsachse der Fieder gestellten Wände verdickt, die Längswände zartwandig, so daß gleichzeitig für Aussteifung und leichte Stoffwanderung vorgesorgt ist oder es sind alle Wände dickwandig, dann aber reich getüpfelt. Dieselbe Wirkung müssen auch die häufig in das Wassergewebe eingelagerten Bastbündel haben, deren einzelne Fasern mitunter (z. B. bei *Cocos Weddeliana*) mauerförmig übereinander gelagert sind. Bisweilen findet eine Verdopplung des Wassergewebes statt (*Acrocomia* etc.). Aus dem Wassergewebe nimmt auch das Schwellgewebe der Fiedern seinen Ursprung, bezüglich dessen ich auf meine frühere Arbeit über die Entfaltungseinrichtungen (l. c.) verweisen kann.

Das Mesophyll ist bald deutlich in Palisaden- und Schwammparenchym differenziert (besonders bei Xerophyten), bald ganz gleichförmig im Querschnitt mit größeren oder kleineren Interzellularen. Im letzteren Falle ist wenigstens im Längsschnitt noch häufig eine Streckung der oberen Schichten senkrecht zur Blattfläche zu erkennen. Bisweilen (bei Hygrophyten) sind auch die Mesophyllzellen quergestreckt und um die Gefäßbündel nach dem Kranztypus, d. h. radialstrahlig angeordnet. Große Raphidenschläuche, meist in der Mittelschichte gelegen, sind häufig.

Die Gefäßbündel, von abwechselnder Größe, liegen auch gewöhnlich in der Mittelschichte, nur in wenigen Fällen (*Thrinax*, *Cocos plumosa*, *Diplothemium* etc.) sind die kleineren Bündel an die subepidermalen Bastbündel angelehnt. Bezüglich des feineren Baues derselben kann ich auf Straßburger's »Leitungsbahnen« verweisen. Sie besitzen einen mehr weniger mächtigen Sklerenchymbelag ober- und unterseits, mit Durchlaß-

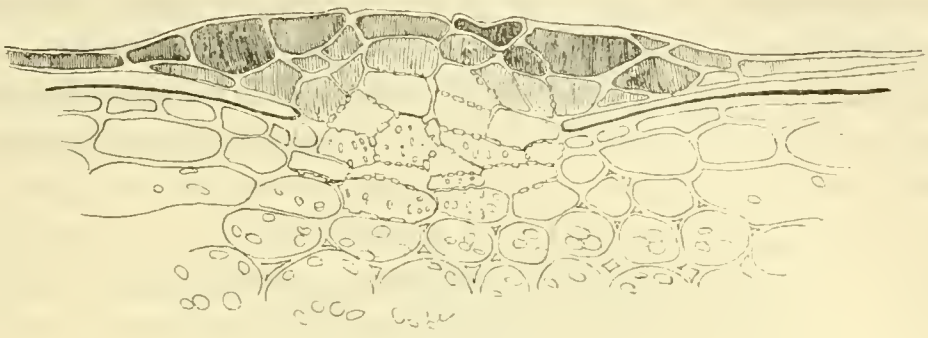
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zonen an den Flanken. Auf diesen folgt dann nach außen die meist auffallend großzellige Parenchymscheide, die aber oft auf einige Zellen an den Flanken beschränkt ist. Die Wände derselben sind bisweilen verholzt. Queranastomosen zwischen den Gefäßbündeln sind in allen Fällen ausgebildet, aber von sehr verschiedener Mächtigkeit. Am stärksten ist ihr Bau bei *Martinezia* vereinfacht, wo sie nur aus einer einfachen Reihe von glatten Tracheiden, die nur an den gegenseitigen Berührungsflächen getüpfelt sind und aus der umgebenden Parenchymscheide bestehen. In anderen Fällen erreichen sie die Stärke mittelgroßer Längsnerven und besitzen dann meist auch einen kräftigen Sklerenchymmantel. Bei einigen Arten (z. B. *Daemonorops*, *Thrinax*) war das merkwürdige Bild zu beobachten, daß sich zahlreiche Bastzellen einzeln von den Sklerenchymbelägen abzweigen und nach allen Richtungen in das Mesophyll ausstrahlen, wo sie dann blind endigen. Bei *Licuala* treten auch ganz isolierte kurze Sklerenchymidioblasten in den verschiedensten Lagen im Mesophyll auf. Außer den Sklerenchymbelegen sind fast immer noch isolierte Bastbündel zur Festigung herangezogen. Sie fehlen nur wenigen Arten, wie *Caryota mitis*, *Wallichia caryotoides* etc. ganz. Meist liegen sie subepidermal im Hypoderm, häufig auch erst unter dem Wassergewebe, bisweilen auch noch tiefer. Bei *Martinezia* und *Acrocomia* findet sich der schon öfter diskutierte Fall »innerer Träger« (vgl. Koop, l. c., p. 157), d. h. starker Bastbündel in der Mittelschicht, der neutralen Faser des Blattes. Auch im Mesophyll bilden die Bastbündel hier und da, wie schon beim Wassergewebe erwähnt, durch mauerförmige Anordnungen senkrecht zur Blattfläche Querverstrebungen, durch die das ganze Blatt und dann auch noch das Palisadenparenchym und Wassergewebe besonders versteift werden.

Eine besondere Beachtung verdienen die sehr allgemein verbreiteten, auffallenden Trichome der Palmenblätter, deren ökologische Bedeutung nicht in allen Fällen klar liegt. Viele Gattungen verschiedener, Untergruppen haben einen geschlossenen Filz von Schilferhaaren auf der Blattunterseite, der so dicht angepreßt und verflochten ist, daß er von den Systematikern gewöhnlich als »Wachskruste« bezeichnet wurde.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Den Bau der einzelnen Haare des Filzes habe ich schon vorstehend geschildert. Dieser Filz ist, wie auch schon Bobisut bemerkt, auch nach tagelangem Stehen in Wasser, völlig unbenetzbar.



Textfig. III.

Textfig. IV.

Rhopalostylis Baueri Wendl. und Drude. Schuppenhaar. Fig. III Querschnitt, Fig. IV Flächenansicht. Die schraffierten Zellen sind gebräunt und mit dunklem Inhalt erfüllt, die punktierten führen körnig-plasmatischen Inhalt.

Auf diese Schilferhaare des geschlossenen Filzes lassen sich auch die übrigen Trichomtypen annähernd zurückführen. Es erscheinen vielfach größere Schildhaare, die in größeren Abständen voneinander über die ganze Blattunterseite, häufig auch die Oberseite zerstreut stehen. Mitunter stehen sie noch dichter in Längsstreifen beisammen, oft sind sie auch auf die Hauptnerven beschränkt. Einen Transpirationsschutz können sie in dieser Form nicht mehr abgeben. Für ihren gewöhnlichen

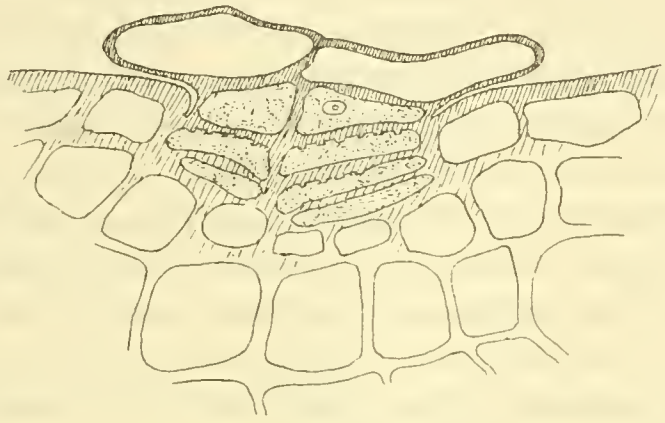
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bau geben die Textfig. III und IV ein Beispiel. Der Fuß des Haares reicht bis unter das Hypoderm. Häufig ist der freie Teil desselben in eine Grube eingesenkt. Seine Zellen sind reich getüpfelt oder die Querwände besitzen ein Netz von Verdickungsleisten. In der Regel führen die farblosen Fußzellen plasmatischen, körnigen Inhalt. Der Fuß verbreitert sich dann allmählich zu einer Schildfläche, deren Randzellen tief gebräunt sind und dann gewöhnlich noch in kurze oder lange, ebenfalls gebräunte Schläuche auswachsen. Das ganze Bild erinnert sehr an Bromeliaceenschuppen und es liegt die Vermutung nahe, daß es sich auch hier um wasserabsorbierende Organe handelt, zumal eine andere Funktion derselben nicht erkennbar ist. Der zerfranste Schild scheint wie geschaffen, Regen- oder Tauwasser kapillar anzusaugen und festzuhalten und die reiche Tüpfelung und der plasmatische Inhalt der Fußzellen, ihr direkter Anschluß an das Wassergewebe und häufig auch an die Gefäßbündel spricht ebenfalls für diese Funktion. Ich fand aber in allen Fällen, die ich daraufhin untersuchte, daß die Wände der Fuß- und Schildzellen wenigstens in der Mittellamelle verkorkt sind. Sie färben sich mit Sudan III, Chlorzinkjod in demselben Farbenton wie die Cuticula und werden von konzentrierter Schwefelsäure nicht angegriffen. Durch diese Verkorkung scheint jedes Funktionieren der Gebilde als wasseraufnehmende oder -abgebende Organe für die entwickelten Blätter ausgeschlossen.

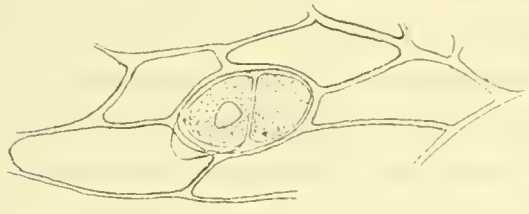
Einige vorwiegend hygrophytische Palmen, wie *Pinanga* und *Hydriastele* tragen etwas abweichende Trichome, die von Pfister als Hautwarzen bezeichnet und von Koop als Hydathoden gedeutet werden (Textfig. V und VI). Das kräftige, eingesenkte Fußstück besteht aus zwei bis vier Reihen abgeplatteter, inhaltreicher Zellen, deren Querwände an der Innenseite wieder netzförmig skulpturiert sind. Sie tragen aber keinen Schild, sondern es gehen die obersten Zellen höchstens in kurze gebräunte Papillen aus. Doch auch diese Gebilde sind nichts anderes als Schilferhaare gewöhnlichen Typs, deren Schildfläche nur bedeutend reduziert ist. An demselben Blatte finden sich Übergänge bis zur vollen Ausbildung einer solchen auf gleich gebautem Fußstück. Auch bei diesen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Hautwarzen sind die Zellwände verkorkt, und zwar, wie ich mich überzeugt habe, schon in der geschlossenen Knospe, die noch weit von der Entfaltung entfernt war. Es erscheint somit auch im Knospenzustand jede Drüsenfunktion derselben unwahrscheinlich. Es bleibt uns somit nur übrig anzunehmen, daß diese isolierten Schilferhaare das derzeit funktionslose Rudiment des geschlossenen Haarfilzes, dessen ökologische Bedeutung ja zweifellos ist, darstellen, das aber vielleicht jederzeit wieder



Textfig. V.



Textfig. VI.

Pinanga lepida. Trichome (»Hautwarzen«) der Laubblätter. V, Quer; VI. Fläche. Die Zellwände sind im Ausmaß der Schraffierung verkorkt.

zu einem solchen auswachsen kann. Es wird dazu meist die Vergrößerung der Schildfläche und die Verlängerung der Randschläuche genügen. Sie stellen in Bereitschaft stehende Ansätze zur Ausbildung dieses Transpirationsschutzes dar. Vielfach kommt es auch tatsächlich zur teilweisen Entwicklung eines solchen, so z. B. an den in der Knospenlage nach auswärts gekehrten Streifen der Lamina, wofür mir gerade *Pinanga* ein Beispiel gab. Auf die sonstigen Abänderungen in der Gestalt der Haare (Befestigung in der Mitte, am Grunde oder an der Seite, größere Zellflächen oder einfache Zellfäden usw. brauche

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ich wohl nicht weiter einzugehen. Einiges darüber siehe in der folgenden Übersicht. Vollständig fehlen die Trichome nur wenigen Palmen, wie *Chamaedorea* und *Nipa*.

Bezüglich des Zellinhaltes der Blattzellen sei noch erwähnt, daß vielfach im Mesophyll zahlreiche, zerstreute Zellen durch ihren stärker lichtbrechenden, homogenen Inhalt auffallen, der die Chlorophyllkörner nur undeutlich durchschimmern läßt. Besonders zahlreich fand ich sie bei *Arenga saccharifera*. Mit Jodjodkalium, Chlorzinkjod, Millon's Reagenz, Eisenchlorid färben sie sich intensiv dunkelbraun, Osmiumsäure wird stark reduziert. Es dürfte sich wohl um Schleimzellen handeln, die ja, mit der Funktion der Festhaltung und Speicherung des Wassers betraut, zu den verbreiteten Eigentümlichkeiten des tropischen Laubblattes gehören.[1]

Fast immer sind die chlorophyllführenden Zellen reichlich mit kleinen oder größeren Tröpfchen erfüllt, die sich mit Sudan III rot und mit Osmiumsäure schwarz färben, also wohl Öltröpfchen darstellen. Dem gegenüber sind Stärkekörnchen ziemlich selten zu beobachten.

In der Spatha, wie auch in der Blütenstandsachse des Alkoholmateriales von *Martinezia caryotifolia* fiel mir das massenhafte Vorkommen großer Sphärokrystalle im Grundgewebe, bisweilen selbst auch im Lumen der Gefäße auf, die die Zelle ganz erfüllen, öfter auch sich über mehrere Zellen erstrecken (Fig. 35). Sie haben ungefähr das Aussehen der Sphärite von Inulin und sind, wie diese, im Wasser schon in der Kälte löslich, jedenfalls also Ausfällungsprodukte des Alkohols. Oft erfüllt dieselbe Masse formlos ganze Nester von Zellen, deren Membranen dann meist zerrissen sind. Sie reduzieren ammoniakalische Silbernitratlösung und färben sich dunkler beim Erwärmen mit verdünntem Alkali. Andere Kohlehydratreaktionen, wie Behandlung mit Fehling'scher Lösung, Phenylhydrazin, hatten kein Ergebnis. Es dürfte aber wohl ein dem Inulin ähnlicher Reservestoff vorliegen, wie ja ähnliche

[1] Vgl. Haberlandt, Anat.-physiol. Untersuchungen über das tropische Laubblatt. Diese Sitzungsberichte, Bd. CI. p. 785 (1892).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Kohlehydrate auch bei anderen Monokotylen (Sinistrin der Liliaceen etc.) nachgewiesen sind.

Endlich muß noch des auffallenden mikrochemischen Verhaltens der Zellmembranen gedacht werden. Die Blattzellen vieler Palmen (z. B. *Trachycarpus*, *Livistona*, *Sabal* und viele andere) geben keine reine Chlorzinkjodreaktion, sondern färben sich nur schmutzig gelblich mit leichtem violetten Stich. Dagegen geben sie eine deutliche Rotfärbung mit Millon's Reagenz, besonders in den Mittellamellen, während das Zellulosehäutchen noch ein reines Zelluloseskelett enthält. Die Reaktion tritt, mit etwas verschiedenen Farbentönen, bei allen Zellen, bei den verholzten Teilen der Gefäßbündel, den verkorkten des Hautgewebes, bei den isolierten Bastbündeln wie bei den Grundgewebszellen ein, nur die Phloeme und das Schwellgewebe (!) bleiben ungefärbt, während sie intensive Chlorzinkreaktion geben. Einige Palmen, wie *Pinanga* und *Ptychospermum* zeigten die Reaktion nur bei den verholzten und verkorkten Elementen. Ein ähnliches Verhalten ist bei den Zellmembranen der Moose verbreitet.[1]

Die Zellwände der Spatha von *Chamaerops* gaben intensive Dunkelfärbung mit Eisensalzen, die schon beim Anschneiden mit dem Messer in Erscheinung tritt. Ähnliches hatte ich auch bei dem Alkoholmaterial von *Martinezia* beobachtet, doch konnte hier eine nachträgliche Infiltration aus den Gerbstoffidioblasten vorliegen.

Bei vielen Arten (z. B. *Livistona*, *Rhapis*, *Sabal*, *Pinanga* etc.) treten körnchen- oder stäbchenförmige Membranskulpturen an den Interzellularenwänden des Mesophylls auf, welche nach ihrem Aussehen mit den von Mangin[2] bei vielen Familien an alternden Zellen nachgewiesenen Calciumpectatwucherungen, die besonders auch von den Farnen schon lange bekannt sind, identisch sind.

In der nun folgenden Übersicht der untersuchten Arten sind nur jene Merkmale, die eine Variante des Normaltypus

---

[1] Czapek, Biochemie 1, p. 521.

[2] Mangin, Recherches anatomiques sur la distribution des composées pectiques chez les végétaux. Journal de Botanique VII (1893).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

darstellen oder sonst wie bemerkenswert sind, aufgenommen. Die Anordnung der Gattungen erfolgte nach Drude's System.

I. Unterfamilie *Coryphinae.*

I. 1. Phoeniceae.

Phoenix canariensis Hort. (Fig. 26). Spaltöffnung *Amaryllis*-Typus (im folgenden abgekürzt *Am.*-T.). Schließzellen relativ sehr groß. Sekundäre Vorsprungsleisten im Vorhof. Überbrückung der Atemhöhle. Keine Trichome.

Phoenix reclinata Jacq. (Fig. 16, 25). Wie vorige. Schuppenhaare am Faltenrücken der Fiedern.

Phoenix rupicola Andz. Keine sekundären Vorsprünge im Vorhof, sonst wie vorher.

Phoenix Roebelinii O'Brien (Fig. 15). Hypertrophie der Cuticularleisten, sonst wie vorher.

Nach Pfister bei verschiedenen *Phoenix*-Arten Wachswulst um den Vorhof.

I. 2. Sabaleae.

Chamaerops humilis L. (Fig. 28). Vgl. Bobisut, l. c., p. 368. Spaltöffnung Gramineentypus, sehr weite Eisodial- und Opisthialöffnungen. Wachsmauern. Stark sklerophil. Zerstreute, einseitig angewachsene Schuppen. Körnige Wachskruste.

Trachycarpus excelsus Wendl. Spaltöffnung *Am.*-T. Eingangszellen gegen die Atemhöhle stärker verdickt, kutinisiert. Stäbchenförmiger Wachsüberzug. Trichome: zerstreute, längliche Schuppen, seitlich mit einer Längsseite angewachsen.

Rhapis flabelliformis L'Herit. Spaltöffnung Normaltypus. Kein Wassergewebe. Ziemlich hygrophytische Struktur. Zerstreute, schmale, am Grunde angewachsene Schuppen.

Acanthorrhiza aculeata (Wendl.). Spaltöffnung *Am.*-T. Schließzellen etwas eingesenkt, von den Polzellen überwölbt. Kein Wassergewebe, aber geschlossener Haarfilz unterseits.

Thrinax radiata Lodd. Spaltöffnung Normaltypus. Von den kräftigen Queranastomosen spreizen isolierte Sklereiden ab und endigen blind im Mesophyll.

Thrinax radiata nach Pfister: Querbalken über der Atemhöhle.

Washingtonia filifera Wendl. (Syn. *Pritchardia*). Spaltöffnung Normaltypus. Keine Trichome.

Licuala spinosa Thunberg (Fig. 27). Spaltöffnung *Am.*-T. Polzellen ragen in die Hypodermis hinunter, nur zwei Eingangszellen. Epidermiszellen: Innenwand sehr stark verdickt, kutinisiert; Außenwand dünn. Beiderseits Schuppenhaare, am Grunde befestigt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Livistona chinensis Mart. Spaltöffnung wie vorher. Epidermiszellen wie vorige. Büschelhaare am Hauptnerv.

Livistona australis Mart. wie vorige. Zerstreute Schuppenhaare.

Sabal mexicanum Mart. (Fig. 14). Spaltöffnung Gram.-T. siehe oben. Nebenzellen an der äußeren Ansatzstelle stark verdickt. Neben- und Schließzellen eingesenkt durch starke Verdickung der Epidermisaußenwand. Äußere Atemhöhle durch Wachs verstopft. Eingangszellen kutinisiert. Xerophile Struktur. Zerstreute, langgestielte Schuppenhaare über den größeren Nerven.

II. Unterfamilie *Borassinae.*

II. 3. Borasseae.

Borassus flabelliformis siehe Eberwein, l. c., Spaltöffnung stark eingesenkt. *Am.*-T. Doppelte Überbrückung der Atemhöhle.

III. Unterfamilie *Lepidocaryinae.*

III. 5, 6. Metroxyleae-Calmaeae.

Calamus cinnamomeus. (Fig. 11, 12). Spaltöffnung Gram.-T. Schließzellen nach unten gestreckt. Vor- und Hinterhof eng. Zerstreute längliche Schuppenhaare. Hypoderm größtenteils dickwandig.

Calamus rotang L., wie vorige.

Daemonerops angustifolius Mart. (Fig. 13). Spaltöffnung wie vorher. Polzellen mit Papillen nach allen Richtungen. Epidermiszellen stark gewellt. Trichome einfache, in der Mitte gestielte Zellreihen. Queranastomosen der Gefb. sehr kräftig; vom Sklerenchymbelag derselben zweigen isolierte Sklereiden ab.

IV. Unterfamilie *Ceroxylinae.*

IV. 6. Arecineae.

IV. 6a. Arecineae-Caryoteae.

Caryota mitis Lour. (Fig. 24). Spaltöffnung *Am.*-T. Cuticularleisten fein quergerippt. Spaltöffnungsthyllen. Epidermiszellen schwach gewellt. Keine isolierten Bastbündel. Große Schildhaare in zwei bis drei breiten Längsstreifen.

Arenga saccharifera Labil. Siehe Bobisut, l. c. p. 356. Spaltöffnung *Am.*-T., eingesenkt. Polzellen mit Hörnchen. Cuticularleisten gerippt. Nebenzellen Chlorophyll führend. Geschlossener Haarfilz.

Wallichia caryotoides Roxb. (Fig. 29, 30). Spaltöffnung wie vorher. Atemhöhle vielfach durch Thyllen eingeengt. Haarfilz wie vorher. Kein isolierter Bast.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

IV. 6b. Iriarteae.

Ceroxylon Andicola H. B. Kth. Siehe Bobisut, l. c., p. 363. Spaltöffnungen in gemeinsamer Längsfurche, die von Schildhaaren überdeckt sind; Normaltypus.

IV. 6c. Morenieae.

Chamaedorea Schiedeana Mart. Spaltöffnung Normaltypus. Nebenzellen Chlorophyll führend. Kein Wassergewebe. Ziemlich hygrophyle Struktur. Keine Trichome.

Chamaedorea Ernesti Augusti Wendl. Sekundäre Vorhofleisten, sonst wie vorher.

Chamaedorea corallina Hook. Wie vorher.

Chamaedorea oblongata Mart. Wie vorher.

Hyophorbe indica Gärtn. (Fig. 17). Spaltöffnung *Am.*-T. Verzahnt. Eingangszellen stark vorgewölbt. »Hautwarzen«-Schildhaare mit stark reduziertem Schirm.

IV. 6d. Areceae.

Howea Forsteriana Becc. (Fig. 9, 10). Spaltöffnung Gram.-T. Sekundäre Vorsprünge im Vorhof, Polzellen mit Fortsätzen. Schuppenhaare beiderseits.

Clinostigma Morrisianum F. Muell (Fig. 1 bis 3). Spaltöffnung Normaltypus. Kein Wassergewebe. Zerstreute Schuppenhaare mit reduziertem Schild unterseits.

Euterpe stenophylla Trail. Spaltöffnung Gram.-T. Aufrechte doppelte Vorhofleisten. Geschlossener Haarfilz. Wassergewebe nur oberseits. Sehr große Raphidenschläuche.

Hydriastele Wendlandiana Wendl. und Drude. Spaltöffnung *Am.*-T., etwas verzahnt. Epidermiszellen etwas gewellt. Trichome mit fast völlig reduziertem Schild beiderseits.

Kentia singaporensis; Spaltöffnung Normaltypus. Trichome sehr einfach; ein kurzer einreihiger Zellfaden mit ein bis zwei Fußzellen. In den Mesophyllzellen Drusen- oder Einzellkrystalle von oxalsaurem Kalk. Kein Wassergewebe, hygrophytische Struktur.

Rhopalostylis Baueri Wendl. und Drude (Syn. *Kentia Baueri* Endl.) (Textfig. III, IV). Spaltöffnung Normaltypus. Schuppenhaare zerstreut, außerdem geschlossener Schülferstreifen am Fiederrand, größere Schuppen am Mittelnerv. Unterseitiges Wassergewebe zweischichtig.

Ptychosperma elegans Blume (Fig. 8). Spaltöffnung Gram.-T. Aufrechte doppelte Vorhofleisten Schuppenhaare zerstreut.

Archontophoenix Alexandrae Wendl. und Drude (Fig. 4 bis 7). Spaltöffnung Gram.-T.; eingesenkt, von den Polzellen überwölbt. Geschlossener Haarfilz.

Pinanga lepida (Fig. 18; Textfig. V, VI). Spaltöffnung *Am.*-T. Vorhofleisten vergrößert. Hygrophytische Struktur. Kein Wassergewebe. Trichome ohne Schild.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

IV. 7. Cocoinae.

IV. 7a. Cocoinae-Elaeideae.

Elaeis guineensis. Siehe Bobisut, l. c., p. 372. Spaltöffnung Normaltypus.

IV. 7b. Cocoinae-Attaleae.

Cocos Weddeliana Wendl. Spaltöffnung Normaltypus, eingesenkt. Geschlossener Haarfilz unterseits.

Cocos plumosa Hook. Spaltöffnung wie vorher. Am Grunde befestigte, etwas fächerförmige Schuppen; Basalzellen derselben an der akralen Wand sehr stark verdickt und verkorkt.

Cocos nucifera. Siehe Bobisut, l. c., p. 367. Spaltöffnung Normaltypus. Etwas eingesenkt. In Gruben eingesenkte Schuppenhaare mit plasmareichen, außen stark verdickten Basalzellen; Wachskruste.

Diplothemium caudescens Mart. Spaltöffnung Normaltypus, etwas eingesenkt. Geschlossener Haarfilz unterseits.

IV. 8. Bactrideae.

Martinezia caryotifolia H.B.K. (Alkoholmaterial aus Buitenzorg) (Fig. 31, 32, 35). Spaltöffnung *Am.*-T. Bisweilen sekundäre Vorsprünge im Vor- und Hinterhof. Gegliederte Innenspalte von den Nebenzellen gebildet. Polzellen mit Fortsätzen. Schildhaare eingesenkt, ober- und unterseits zerstreut, Stacheln am Hauptnerv.

Martinezia spec (lebend aus dem botanischen Garten) (Fig. 19 bis 22; Textfig. I). Wie vorige. In allen Zellen ein oder mehrere Drusen von oxalsaurem Kalk.

Acrocomia sclerocarpa Mart. (Fig. 23; Textfig. II*d*). Spaltöffnung *Am.*-T., tief eingesenkt. Gegliederte Innenspalte. Xerophytische Struktur. Zweischichtiges Wassergewebe oben und unten. Stäbchenförmiger Wachsüberzug unten. Borsten und Stacheln.

V. Unterfamilie *Phytelephantinae*.

Nipa fruticans Wurmb. Siehe Bobisut, l. c., p. 345. Spaltöffnung *Am.*-T., eingesenkt, verzahnt.

Zum Vergleich habe ich dann auch noch drei Vertreter der den Palmen in ihren vegetativen Organen so nahestehenden Cyclanthaceen untersucht und ich konnte auch hier den »Palmentypus« im Spaltöffnungsapparat bei den untersuchten Arten *Carludovica palmata* und *Ludoica crenifolia* (Fig. 33, 34) wiederfinden. Das Flächenbild zeigt Übereinstimmung in der Gruppierung der Zellen wie in der gekrümmten Gestalt der

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nebenzellen. Ebenso ragen im Querschnitt die Nebenzellen in der charakteristischen Weise in das Hypoderm hinunter und wölben sich unter die nach dem *Amaryllis*-Typus gestalteten Nebenzellen vor. Nur sind hier die Nebenzellen breiter und der der Epidermis angehörige Teil ihrer Rückwand ist nicht geneigt. Bei *Cyclanthus nobilis* war die Ähnlichkeit schon stärker verwischt. Dieser immerhin großen Übereinstimmung in den bei den Palmen so konstanten, erblichen Merkmalen des Spaltöffnungsapparates dürfte gewiß auch phylogenetische Bedeutung beizulegen sein.

Schluß.

Die vorliegende Untersuchung ergab, zusammenfassend, daß ohne Zweifel ein auf alle Glieder der Palmenfamilie vererbter Grundplan des Spaltöffnungsapparates nachweisbar ist. Dieser Grundtypus wird bei den verschiedenen Untergruppen und Gattungen in sehr mannigfaltiger Weise in seinen einzelnen Bestandteilen variiert. Die Varianten sind derartig, daß sie von Einfluß auf die Funktion des Apparates sein müssen, dürften also wohl Anpassungen darstellen.

Solche Konstruktionsvarianten sind: Die Umprägung des *Amaryllis*-Typus in den *Gramineen*-Typus; die häufige reichere Skulpturierung der Spaltenwände durch Bildung sekundärer Vorsprünge, die im Extrem zu den verzahnten Schließzellen von Nipa führt; Schwankungen in der Größe des Vor- und Hinterhofes, in der Weite der Eisodial- und Opisthialöffnung; Heranziehung der Nebenzellen zur Verlängerung und Verengerung der Spalte durch Kutinisierung der freien Innenwände derselben und Vorwölbung unter die Schließzellen bis zur Bildung einer zweiten, verschließbaren Innenspalte, die der Schließzellenspalte analog gegliedert ist; Schutz der Spaltöffnungen durch Fortsätze der Polzellen; Verengerung der Atemhöhle durch Überbrückung seitens der Eingangszellen; Thyllenbildung, Sklerifizierung und Kutinisierung der Wände, endlich Einsenkung der einzelnen Spaltöffnungen; Einsenkung von Spaltöffnungsreihen in Längsfurchen; Verstopfung der äußeren Atemhöhle durch Wachs, Wachsstäbchen oder Haarfilz und Vergrößerung derselben durch Wachsmauern.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Diese Merkmale sind in mannigfaltiger Weise miteinander kombiniert, oft derartig, daß das Auftreten des einen die Wirkung des anderen ± kompensiert, wodurch die Transpirationsgröße sehr verschiedenartig und -gradig reguliert wird. Sie treten auch in quantitativ verschiedenen Stufen der Ausbildung auf, welche den Eindruck von Stufen einer aufsteigenden phylogenetischen Entwicklung erwecken. Die systematische Übersicht der untersuchten Arten zeigt aber, daß dasselbe Merkmal und seine verschiedenen Ausbildungsstufen sprungweise zerstreut, bei einzelnen Gattungen der verschiedensten Untergruppen zu konstatieren ist.

Das von Drude aufgestellte System der Palmen, dessen Gliederung auf vielseitige Übereinstimmung in Organisationsmerkmalen des Infloreszenz-, Blüten- und Fruchtbaues gegründet ist, macht gewiß den Eindruck großer Natürlichkeit und dürfte ein Abbild des tatsächlichen Entwicklungsganges der Palmen darstellen, von dem wir auf die Entwicklung der Anpassungen im Spaltöffnungsapparat zurückschließen können. Nach diesem System hat sich die Familie der Palmen divergent in verschiedene Gruppen ausgegliedert die einander gleichwertig sind und gewiß keine aufeinander folgenden Entwicklungsstufen darstellen. Wenn wir nun dasselbe Anpassungsmerkmal z. B. Gramineentypus oder sekundäre Vorsprungsleisten regellos bei den verschiedensten Untergruppen in Erscheinung treten sehen, während es bei nächstverwandten Gattungen wieder fehlen kann, so läßt sich daraus wohl schließen, daß es seine Entstehung nicht nach der Vorstellungsweise der Selektionstheorie von einer zufälligen, einmal aufgetretenen Variante ableitet, aus der es dann durch Auslese fort entwickelt und gesteigert worden wäre, sondern wir müssen annehmen, daß die Fähigkeit oder Tendenz zu seiner Ausbildung der Palmenfamilie in ihrer ganzen Formenbreite eigen gewesen ist, daß daher die Anlage dazu schon vor der Ausgliederung in die verschiedenen Untergruppen bestand und auf alle vererbt wurde.

Es kann sich hierbei um der ganzen Familie eigene orthogenetische Variationsrichtungen der einzelnen Merkmale des Spaltöffnungsapparates, um die erbliche Neigung zur

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ausbildung bestimmter Eigenschaften handeln, die unter gegebenen Bedingungen zunächst unabhängig von Nutzen oder Schaden für die Pflanze aufgetreten sind, die aber dann zum Angriffspunkt für die Selektion geworden sein können. Es dürfte bei dem Präzisionsmechanismus des Spaltöffnungsapparates nur wenige Variationsmöglichkeiten geben, die seine Funktion ganz unbeeinflußt ließen. Es liegt aber auch die Möglichkeit vor, daß diese Merkmale durch Akte direkter Anpassung oder Selbstregulation in Erscheinung getreten sind. Wir hätten dann im Spaltöffnungsapparat einen Mechanismus vor uns, der verschiedener und »zweckmäßiger Einstellungen« seiner verschiedenen Teile auf die wechselnden, einwirkenden Faktoren fähig ist, vergleichbar der Fähigkeit der Laubblätter sich zweckmäßig in die jeweilig günstige Lichtlage einzustellen. Zu seiner allgemeinen Charakterisierung käme dann außer seiner jeweiligen Struktur noch seine erbliche potentielle Variationsbreite hinzu. Er würde nach dem Ausdrucke Detto's[1] einen »polytropen Ökologismus« bilden und es wäre nicht die Entstehung der einzelnen Anpassung, sondern die Erwerbung des ganzen vorhandenen Anpassungs-(Regulierungs-)vermögens zu erklären.

Einfacher und natürlicher aber wird die Auffassung wohl in der Form, wenn wir annehmen, daß alle Glieder der Palmenfamilie zur extrem xerophytischen Ausgestaltung jedes Bestandteiles des Spaltöffnungsapparates in der geschilderten Richtung bei gegebenen Bedingungen von vornherein fähig waren und daß meso- und hygrophytische Typen nur Unterstufen (Minusvarianten) in der Ausgestaltung des Merkmales darstellen, dessen volle Ausbildung verschiedengradig gehemmt wurde. Hierbei kann die Erwerbung eines xerophytischen Merkmales im Spaltöffnungsapparat schon eine Hemmung für die Weiterentwicklung der übrigen abgegeben haben, so daß wir nie alle Bestandteile gleichzeitig voll xerophytisch ausgestaltet finden.

Auf diese Weise konnte ja Detto die Mehrzahl aller beschriebenen Fälle direkter, struktureller Anpassung von Arten und Individuen erklären. Mit dieser Auffassung steht es

[1] Detto, Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

auch im Einklang, daß wir Stufenleitern in der Ausbildung der einzelnen Merkmale, z. B. im Übergang vom *Amaryllis*- zum Gramineentypus, in der Skulpturierung der Spaltenwand, in der Entstehung der verschließbaren, gegliederten Innenspalte zusammenstellen konnten.

Diese Deutung unterscheidet sich von der Erklärung durch Orthogenese, wenn ich diesen Begriff recht verstanden habe, dadurch, daß das Endstadium, auf das die Entwicklung hinzielt, hier ein Anpassungsmerkmal darstellt, das schon von den Ahnen erworben sein mußte, wobei sich die Fähigkeit zu seiner Ausbildung vererbt hat, während bei der Orthogenese die aus inneren oder äußeren Ursachen bestimmt gerichtete Variation zu einem neuen Zustand führt.

Die verschiedenen geschilderten Anpassungsmerkmale würden demnach nicht innerhalb der Entwicklungsgeschichte der Palmenfamilie und ihrer verschiedenen Untergruppen erst erworben worden sein, sondern schon von den Ahnen derselben. Das stimmt ja auch damit überein, daß wir gleiche Anpassungen auch bei anderen verwandten Familien finden, so z. B. bei den Cyclanthaceen, aber auch bei Liliflоren und Glumiflоren (Gramineentypus), die vielleicht auch in entfernter Verwandtschaft stehen. Vermutlich aber liegen die Wurzeln dieser Merkmale noch viel weiter zurück, denn sie kehren ja auch bei ganz entfernten Klassen wieder.

Hemmung und Förderung der geschilderten Anpassungsmerkmale kann sich hier natürlich nicht in einer Individualentwicklung vollzogen haben, sondern muß sich über große Zeiträume und viele Generationen, die unterdessen auch anderweitige Umgestaltungen erfahren haben und zu verschiedenen Arten und Gattungen geworden sein können, erstreckt haben. So erklärt es sich, daß die Arten derselben Gattung, mitunter auch nächst verwandte Gattungen einer Gruppe ziemliche Übereinstimmung in ihren Anpassungsmerkmalen zeigen (z. B. bei allen *Phoenix*-Arten die Überbrückung der Atemhöhle), obwohl sie unter verschiedenen Standortsverhältnissen leben. Wenn wir andrerseits durch dieselben äußeren Bedingungen bald das eine, bald das andere der Merkmale gehemmt oder gefördert finden, so kann dies wieder in den spezifisch ver-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schiedenen inneren Bedingungen der verschiedenen Gattungen in der Korrelation mit anderen Merkmalen seinen Grund haben.

Viele der geschilderten Merkmale scheinen, wie eben erwähnt, für kleinere Formenkreise charakteristisch zu sein (z. B. *Phoenix*, siehe oben, Chlorophyll in den Nebenzellen bei allen untersuchten *Chamaedorea*-Arten, Querrippung der Cuticularleisten bei *Caryota*, *Wallichia* und *Arenga*). Nach der in ihrer Fragestellung anscheinend verwandten Arbeit Hermann's[1] »Über das phylogenetische Alter des mechanischen Gewebesystemes bei *Setaria*«, die ich allerdings nur im Referate der Naturw. Rundschau (1911, p. 231) kennen gelernt habe, würde daraus folgen, daß es phylogenetisch junge Merkmale seien, »weil sie unterscheidend für kleine Gruppen auftreten«. In Fällen, wie dem vorliegenden, aber, wo die Merkmale gleichzeitig wieder sprungweise an ganz anderen Stellen des Systems der Familie auftreten, mag wohl die Ausbildung des Merkmales jungen Datums sein, die Fähigkeit zu seiner Ausbildung aber dürfte zu den altvererbten Eigenschaften der ganzen Familie gehören. Darauf wäre wohl auch noch bei der Beurteilung des phylogenetischen Alters eines Merkmales auf Grund seiner systematischen Verbreitung Rücksicht zu nehmen.

Über die individuelle Variabilität des Spaltöffnungsbaues liegen außer den besprochenen Abbildungen von Holtermann nur noch Untersuchungen von Koop l. c. vor, welcher Herbarpflanzen vom natürlichen Standort mit Gewächshausexemplaren verglich und tatsächlich quantitative Unterschiede in der Verdickung der Epidermisaußenwände, im Grade der Kutinisierung und der Einsenkung der Schließzellen konstatieren konnte.

Es ergibt sich ohne Zweifel für den Versuch, über die Entstehung der Anpassungen etwas auszusagen, das Bedürfnis, die vergleichende Untersuchung noch eingehender an möglichst engen Formenkreisen durchzuführen. Hiezu ist aber in unseren Gegenden gerade das Palmenmaterial, wegen seiner relativen Seltenheit und Kostbarkeit wenig geeignet. Aus demselben Grunde hat sich auch die Anwendung der experimentellen

[1] Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1910, X.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Methode verboten, der sonst gewiß das erste Wort bei der Beurteilung der Fragen zukäme. Diese Methode hat aber im allgemeinen ihre Grenzen in dem Faktor »Zeit« und sie wird daher immer, auch für die »Phylogenie der Anpassungsmerkmale« durch die vergleichende Methode ergänzt werden müssen.

Figurenerklärung.

Die Figuren sind, soweit nichts anderes bemerkt, mit Zeißobjektiv *E*, Okular 4 und Abbe'schen Zeichenapparat gezeichnet. Der Verlauf der Cuticula ist durch stärkere Kontur angedeutet.

Fig. 1 bis 3. *Clinostigma Morrianum* F. Muell., durchschnittlicher Normaltypus der Palmen. *n* Nebenzellen, *s* Schließzellen, *p* Polzellen, *e* Eingangszellen.

1. Querschnitt.
2. Flächenansicht von außen.
3. Flächenansicht von innen.

Fig. 4 bis 7. *Archontophoenix Alexandrae* Wendl. und Drude.

4. Querschnitt; *h* Haarfilz.
5. Polzelle im Querschnitt.
6. Längsschnitt.
7. Flächenansicht von oben.

Fig. 8. *Ptychosperma elegans* Blume, Querschnitt.

Fig. 9 bis 10. *Howea Forsteriana* Becc. Gegen die Pole zu aufeinander folgende Querschnitte. Das mediane Querschnittsbild des Schließzellenlumens ist in Fig. 9 durch Strichlierung angedeutet.

Fig. 11 bis 12. *Calamus cinnamomeus*.

11. medianer, 12. polarer Querschnitt.

Fig. 13. *Daemonerops angustifolius* Mart. Hom. Imm. $^1/_{12}$. Flächenansicht von oben. Spalte geöffnet.

Fig. 14. *Sabal mexicanum* Mart., medianer Querschnitt.
Die Schraffen deuten die Ausdehnung der Kutinisierung an. Äußere Atemhöhle von Wachskörnchen verstopft

Fig. 15. *Phoenix Roebelinii* O'Brien, medianer Querschnitt.
Überbrückung der Atemhöhle!

Fig. 16. *Phoenix reclinata* Jacqu., medianer Querschnitt.
Überbrückung der Atemhöhle! Vergl. 25 und 26.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 17. *Hyophorbe indica* Gärtn., medianer Querschnitt.
Homog. Imm. $^1/_{12}$.

Fig. 18. *Pinanga lepida*; medianer Querschnitt.

Fig. 19 bis 22. *Martinezia* spec.
a. Nebenzellenbauch, *b.* Polschienen.

19. Medianer Querschnitt, entsprechend 1 in Fig. 21. Die punktierte Linie in den Schließzellen bezeichnet die Innengrenze der kutinisierten Schichte.

20. Polquerschnitt, entsprechend Linie 2 in Fig. 21. Die kutinisierten Polschienen schraffiert. Die punktierte Linie zeigt die Innenwand der Nebenzellen bei Einstellung auf die Mitte des Spaltöffnungsapparates (den Nebenzellenbauch).

21. Flächenansicht des Spaltöffnungsapparates von innen; zeigt die von den Nebenzellen gebildete, gegliederte Innenspalte. Schraffierung = Kutinisierung. Der Umriß der Schließzellen ist, soweit sie von den Nebenzellen überdeckt sind, punktiert. Siehe auch Textfig. 1.

22. Flächenansicht von außen. Obj. *DD*. Die Polzellen schieben je zwei Fortsätze über die Neben- und Schließzellen vor.

Fig. 23. *Acrocomia sclerocarpa* Mart., medianer Querschnitt.
Stäbchenförm. Wachsüberzug. — Polansicht der Nebenzellen punktiert. Flächenansicht siehe Textfig. II *d*.

Fig. 24. *Caryota mitis* Lour., medianer Querschnitt.
Thyllenbildung.

Fig. 25. *Phoenix reclinata* Jacqu. Flächenansicht von innen. Atemhöhle von Zellbalken durchsetzt. Obj. *DD*.

Fig. 26. *Phoenix canariensis* Hort., wie vor, vergl. Fig. 15 und 16.

Fig. 27. *Licuala spinosa* Thunberg, Flächenansicht von innen. Atemhöhle ein schmaler, von nur zwei Eingangszellen umrahmter Spalt.

Fig. 28. *Chamaerops humilis* L. Längsschnitt. — Wachsmauern.

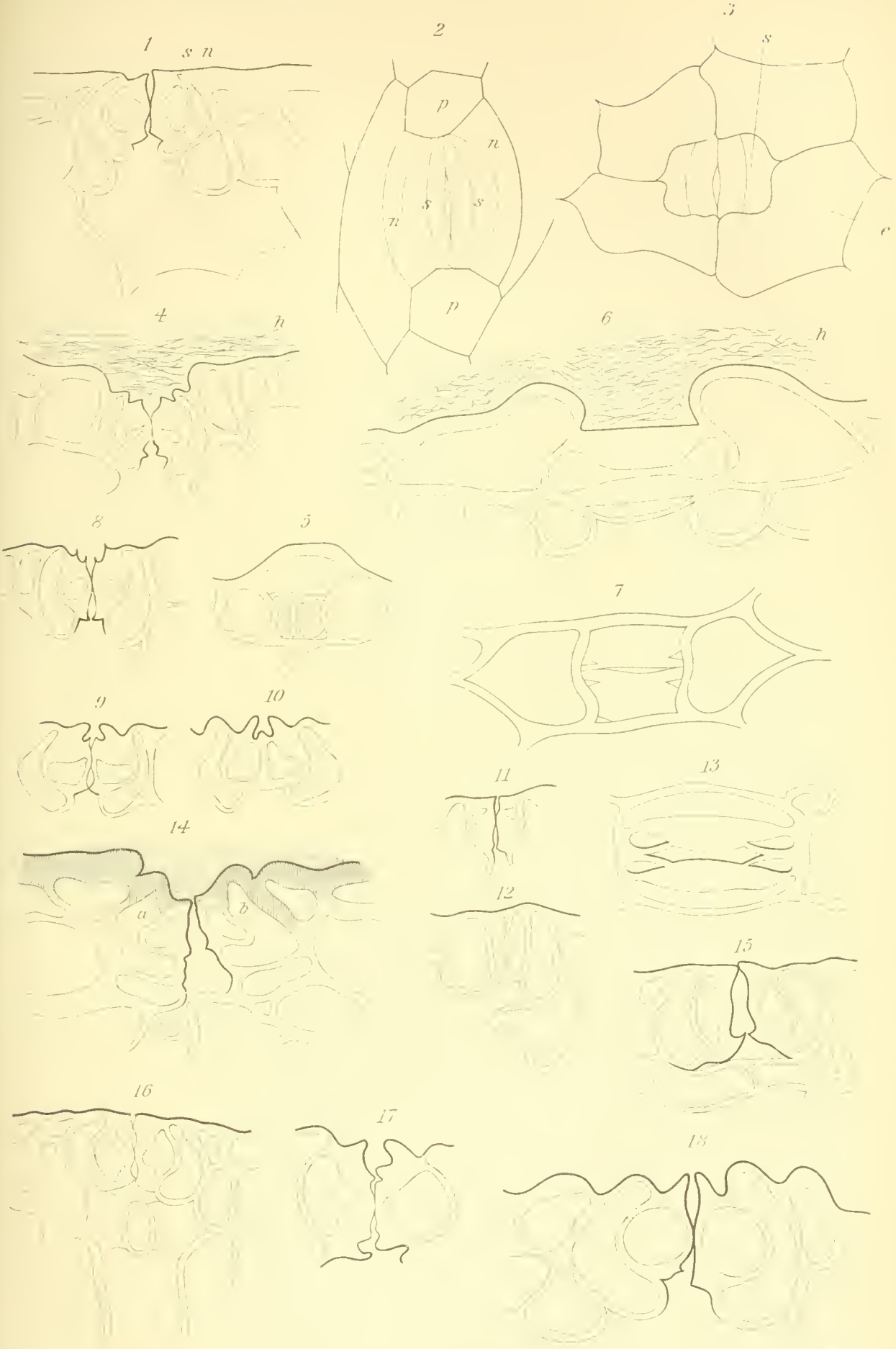
Fig. 29 bis 30. *Wallichia caryoloides* Roxb. Längsschnitt. Haarfilz über der Spaltöffnung auf der Innenseite verdickt und verholzt.

Fig. 31 bis 32. *Martinezia caryolifolia*. Spaltöffnung von der Innenseite der Spatha.

Fig. 33 bis 34. *Ludoica crenifolia* (Cyclanthacee). Querschnitt und Flächenansicht von oben.

Fig. 35. Wasserlösliche Sphärokrystalle im Alkoholmaterial von *Martinezia caryolifolia*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

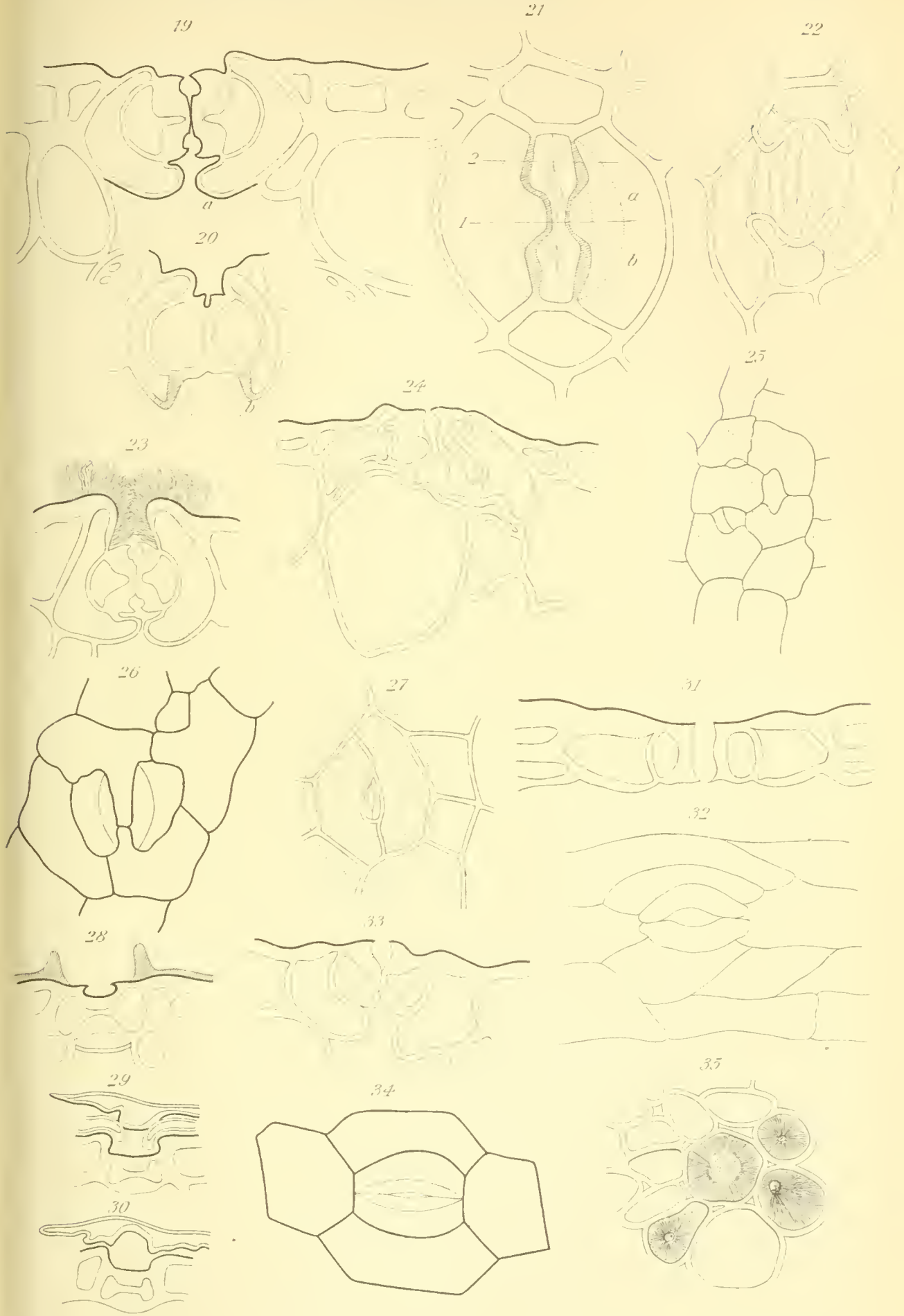


Autor del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Autor del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.